

УДК 576.895.122 : 597.583.1

РОЛЬ СУТОЧНОГО РАЦИОНА ПИТАНИЯ МОЛОДИ ОКУНЯ
(*PERCA FLUVIATILIS*)
В ЗАРАЖЕНИИ *BUNODERA LUCIOPERCAE*
(*TREMATODA, ALLOCREADINAE*)

Л. Г. Бушман, Е. П. Иешко

Получены сведения о составе промежуточных хозяев бунодеры, определена их роль в рационе хозяина. Изучена суточная динамика заражения рыб трематодой.

Важнейшим этапом изучения паразито-хозяиных отношений является анализ механизма заражения рыбы паразитом. Чаще всего эти исследования проводятся экспериментальным путем и здесь значительную роль играют лабораторные условия (освещенность, температура), подбор промежуточных хозяев и т. д. Для устранения влияния неспецифичных факторов был проведен анализ суточного рациона молоди окуня *Perca fluviatilis* в естественных условиях. Параллельно изучалась зараженность окуня и объектов его питания личинками трематоды *Bunodera luciopercae*.

Полученные результаты позволили выявить видовой состав промежуточных хозяев *B. luciopercae*, определить их роль в рационе хозяина, охарактеризовать соотношение зараженного и незараженного планктона, изучить суточную динамику заражения рыб трематодой.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проводили в июне 1983 г. В небольшой изолированной губе Сямозера (южная Карелия) неводом отлавливали молодь (0+) окуня. Взятые на анализ рыбы были 20—43 мм длины и весили от 120 до 1190 мг (табл. 1). В течение двух суток взято 6 проб (23, 6, 10, 12, 18 и в 21 ч). Питание изучали по стандартной методике (Методическое пособие, 1974). В местах обитания рыб в 10 и 21 ч собраны пробы зоопланктона, которые обрабатывали по общепринятой методике (Киселев, 1956). В каждом кишечнике окуня просчитывали и измеряли обнаруженных паразитов, устанавливали количество заглощенных раков, зараженных бунодерой. Для этого из содержимого желудочно-кишечного тракта готовили препараты, заключенные в жидкость Фора, которых затем просматривали под микроскопом.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Интерпретация данных, приведенных в табл. 1, свидетельствует, что длина рыб, выловленных в течение суток, меняется мало, тогда как колебания массы тела довольно существенны. Наибольшая величина массы в 10 и 21 ч совпадает с максимумом в питании рыб. Численность съеденных организмов и их индивидуальные размеры в течение суток колеблются. В дневные часы мальки окуня питаются более крупными видами, чем в вечернее и ночное время. Иными словами, у мальков окуня наряду с количественной динамикой питания ярко выражена и качественная смена пищи в течение суток.

Таблица 1
Средние размеры и масса мальков окуня в Сямозере
(июль 1983 г.)

Дата	Часы суток	n	Длина, мм		Масса, мг	
			колебания среднее	коэффициент вариации, %	колебания среднее	коэффициент вариации, %
18	23	26	29—40 33.5	19.3	500—1100 800	20.1
19	6	25	28—38 32.8	8.9	300—800 538	27.1
19	10	25	31—41 36.0	7.2	500—1070 798	21.1
19	12	11	33—40 35.8	6.1	600—1000 754	18.3
19	18	25	20—40 34.0	8.2	120—920 580	35.2
20	21	25	29—43 37.9	8.2	450—1190 873	23.2

Пищевой спектр мальков включает 60 наименований. До вида определены только планкtonные ракообразные и коловратки. Наиболее широко представлены Cladocera — 33 вида, Cyclopoida — 13, Calanoida — 2, Rotatoria — 3 вида. В числе других кормовых объектов обычными являются: ручейники, поденки, личинки и куколки Chironomidae, Hydrachnidae, Ostracoda. Диапазон колебаний числа видов в составе пищи мальков в течение суток назначителен: 28—37 видов. Наименьшим разнообразием характеризуется пища в дневные часы — в период максимальной освещенности и прогревания толщи воды. Изменения в составе пищи рыб связаны с суточными горизонтальными миграциями зоопланктеров (Зимбалевская, 1972а, 1972б; Коровчинский, 1978; Подболотова, 1976; Попченко и др., 1983).

Общая характеристика питания мальков окуня представлена в табл. 2. Основными кормовыми объектами являются представители сем. Sididae, *Eurycercus lamellatus*, *Ophryoxus gracilis*, *Leptodora kindtii*, *Bythotrephes longimanus*, *Heterocope appendiculata*. В утренние часы (9—10 ч) мальки активно охотятся за крупными организмами: *Sida crystallina*, *Latona setifera*, *Ophryoxus gracilis*, *Eurycercus lamellatus*, *Alona affinis*, *Macrocylops albidus*. В вечернее время (21—23 ч) основу пищи составляют *Limnosida frontosa*, *Mesocyclops leuckarti*, *Heterocope appendiculata*.

По отношению к этим видам проявляется ярко выраженная элективность (табл. 3). Днем (с 12 до 18 ч) интенсивность питания снижается. Основными объектами питания остаются крупные самки с зародышами и яйцами *S. crystallina*, *L. setifera*, *O. gracilis*. Возрастает значение насекомых и их личинок (до 10 % по массе).

Зараженность планкtonных ракообразных метацеркариями *Bunodera luciopercae*

В качестве второго промежуточных хозяев *B. luciopercae* ранее указаны представители разных систематических групп низших ракообразных: Cladocera — *Daphnia pulex*, *Simoccephalus espinosus*, *Eurycercus lamellatus*; Copepoda — *Mesocyclops crassus*, *M. oithonoides*; Ostracoda — *Notodromas monacha* (Wisniewski, 1958).

Выполненные исследования показали, что промежуточными хозяевами трешматоды также являются *Heterocope appendiculata*, *Limnosida frontosa*, *Ophryoxus gracilis*, *Bosmina obtusirostris*, *Eurycercus lamellatus*. В полости тела этих раков мы находили метацеркарии, просматривая препараты из содержимого желудочно-кишечного тракта молоди окуня. Данные о зараженности раков

представлены в табл. 4. Среди обследованных 16 290 раков (потенциальных промежуточных хозяев) зараженность в среднем составила 0.37 % (т. е. 1 инвазированный ракок на 267 особей). По отношению к указанным видам зоопланктона мальки проявляют элевтическую активность. Их доля в суточном рационе в сумме составила 38.7 % по численности и 21.6 % по массе (табл. 2). Число рыб, в кишечнике которых нами обнаружены зараженные ракки, составило 19 % от всех исследованных особей. Наибольшее количество рыб с инвазированными ракками (13 экз.) в питании отмечено в 10 ч утра. Количество зараженных ракков в кишечнике этих рыб также было максимальным в течение суток (табл. 4).

Таблица 2
Характеристика питания мальков окуня 18—20 июля
(осредненные данные)

Пищевые компоненты	Индекс наполнения, %	Процент по весу	Процент по численности
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	61.0	6.0	22.8
<i>Latona setifera</i>	33.6	4.4	0.9
<i>Sida crystallina</i>	333.2	41.8	8.2
<i>Limnosida frontosa</i>	41.6	5.5	20.6
<i>Ophryoxus gracilis</i>	12.3	1.5	4.3
<i>Daphnia hyalina</i>	3.2	0.4	2.3
<i>Eurycericus lamellatus</i>	21.6	2.8	0.6
<i>Chydorus sphaericus</i>	0.1	0.1	0.1
<i>Alona quadrangularis</i>	7.4	0.9	3.5
<i>Pleuroxus uncinatus</i>	0.4	0.1	0.2
<i>Drepanothrix dentata</i>	0.3	0.1	0.2
<i>Bosmina obtusirostris</i>	12.2	1.5	4.2
<i>Polyphemus pediculus</i>	5.2	0.6	0.7
<i>Bythotrephes longimanus</i>	33.5	3.5	0.7
<i>Leptodora kindtii</i>	103.2	12.9	2.3
<i>Heterocope appendiculata</i>	84.2	10.3	9.0
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	7.7	0.9	2.5
<i>Cyclops scutifer</i>	1.0	0.1	0.4
<i>Acanthocyclops viridis</i>	0.6	0.1	0.2
<i>Macrocylops albidus</i>	1.8	0.2	0.5
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	10.4	0.1	14.1
Прочие Crustacea	1.0	0.1	0.6
Insecta	43.6	5.3	1.1
Всего		100	100

Таблица 3
Индекс элевтическости питания (Е) молоди окуня в Сямозере

Пищевые компоненты	10 ч		21 ч		Е	
	содержание, %		содержание, %			
	в пище	в пробах планктона	E *	в пище	в пробах планктона	
<i>Limnosida frontosa</i>	31.8	0.4	+1.0	44.0	0	+1.0
<i>Sida crystallina</i>	11.2	0.4	+0.9	1.6	0	+1.0
<i>Daphnia hyalina</i>	2.8	2.0	+0.2	5.3	4.0	+0.1
<i>Ophryoxus gracilis</i>	10.2	0.4	+0.9	1.3	0	+1.0
<i>Eurycericus lamellatus</i>	1.0	0.4	+0.4	0.2	0	+1.0
<i>Bosmina obtusirostris</i>	3.4	4.0	-0.1	5.0	5.6	-0.1
<i>Leptodora kindtii</i>	3.3	0	+1.0	2.5	0	+1.0
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	5.3	4.0	+0.1	23.0	13.9	+0.2
<i>Heterocope appendiculata</i>	6.1	3.2	+0.3	12.5	1.4	+0.8
Сумма	75.1	14.8	+0.7	95.4	24.9	+0.6
Прочие организмы	24.9	85.2	-0.5	4.6	75.1	-0.8

П р и м е ч а н и е. * При отсутствии элевтическости $E = 0$, при активном выборе пищи E меняется от 0 до +1, при избегании — от 0 до -1.

Таблица 4
Зараженность рыб и планктонных раков trematодой *Bunodera luciopercae*

Время суток (часы)	Количество исследован- ных рыб	Количество рыб с зараженными раками		Количество зараженных раков		Количество потенциальных промежуточных хозяев в кишечнике	Количество trematод, найденных в рыбе	Промежуточный хозяин
		экз.	%	экз.	%			
23.00	26	4	15.4	6	0.29	2081	$\frac{13.1}{1-43}$	<i>Heterocope appendiculata</i>
6.00	25	5	20.0	5	0.21	2344	$\frac{9.6}{2-28}$	<i>Heterocope appendiculata</i>
10.00	25	13	52.0	44	1.3	3491	$\frac{12.7}{3-33}$	<i>Ophryoxus gracilis, Heterocope appendiculata, Limnosida frontosa, Eury cercus, Bosmina</i>
12.00	11	Нет	Нет	Нет	Нет	570	$\frac{11.6}{5-30}$	Нет
18.00	25	Нет	Нет	Нет	Нет	768	$\frac{11.2}{2-32}$	Нет
21.00	25	4	16.0	6	0.4	7036	$\frac{15.3}{4-35}$	<i>Heterocope appendiculata</i>
Всего	137	20	19	61		16290	1684	

Таблица 5
Зараженность организмов зоопланктона метацеркариями *Bunodera luciopercae* (количество рыб 137 экз.)

Время суток (часы)	<i>Heterocope appendiculata</i>			<i>Limnosida frontosa</i>			<i>Ophryoxus gracilis</i>			<i>Eury cercus lamellatus</i>			<i>Bosmina obtusirostris</i>			Всего раков		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
23.00	451	6	1.3	992	—	—	418	—	—	46	—	—	175	—	—	2082	6	0.3
6.00	945	5	0.5	842	—	—	37	—	—	17	—	—	503	—	—	2344	5	0.2
10.00	391	4	1.0	2180	4	0.2	654	34	5.2	69	1	1.4	197	1	0.5	3491	44	1.3
12.00	290	—	—	—	—	—	113	—	—	30	—	—	137	—	—	570	—	—
18.00	104	—	—	255	—	—	346	—	—	13	—	—	50	—	—	768	—	—
21.00	1393	6	0.4	4913	—	—	142	—	—	21	—	—	566	—	—	7035	6	0.08
За все часы на- блюдений	3574	21	0.6	9182	4	0.04	1710	34	2.0	196	1	0.5	1628	1	0.06	16290	61	0.37

Примечание. 1 — общее число съеденных раков; 2 — число раков с метацеркариями; 3 — процент зараженности.

Обнаружение молодых трематод в кишечнике зараженных окуней

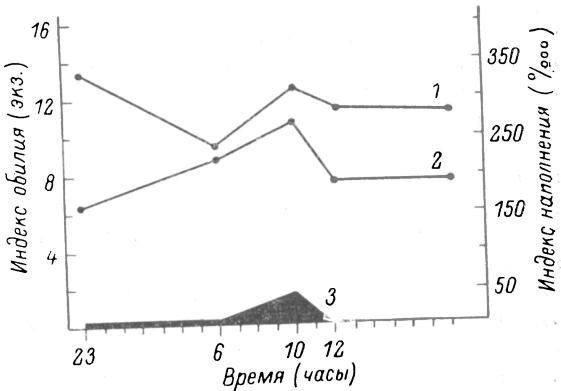
Мальки окуня в возрасте 1.5—2 мес были почти все заражены бунодерами (97 %). Индекс обилия для исследованных 137 экз. рыб составил 12.3. В течение суток его значения менялись в пределах от 9.6 до 15.3 (табл. 4). К концу работы окуни накопили 1684 экз. червей. Сопоставление значений численности гельминтов, найденных в желудочно-кишечном тракте, с количеством инвазированных раков не выявило значимой коррелятивной связи. Однако общая тенденция выражена: особи с большим количеством червей чаще имели зараженных раков в своем желудке.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные исследования позволили решить целый ряд проблем, связанных с интенсивностью заражения окуня трематодой. Время проведения работ было приурочено к начальному периоду инвазии, который наблюдается в Сямозере (по нашим данным) в 10-х числах июля. Характер изменения интенсивности заражения окуня бунодерами (локализующимися в желудке и кишечнике рыб) представлен на рисунке. В течение суток удалось выявить периоды снижения индекса обилия (ИО), сменяющиеся затем повышением. Механизм таких колебаний можно связать с суточной ритмикой питания. С 23 до 6 ч отмечено снижение инвазии (ИО с 13 до 9.6) (см. рисунок). Элиминация происходит, видимо, в результате выноса малоактивных червей вместе с экскрементами и полуупереваренными пищевыми остатками. В дальнейшем увеличение индекса наполнения желудка, в силу значительной доли зараженных раков в рационе ведет не к снижению, а, наоборот, к повышению ИО (см. рисунок).

Показатели накормленности и зараженности молоди окуня.

1 — ИО трематод в кишечнике; 2 — индекс наполнения желудка и кишечника окуня;
3 — ИО личинок в зараженных раках.



Так, в 10 ч у обследованных рыб всего обнаружено 310 экз. червей плюс 44 личинки в съеденных планктонных раках. Таким образом, суммарный ИО составил 14.2. В 12 ч заметно падает накормленность, пищевой спектр исключает попадание личинок, в связи с чем зараженность несколько снижается и до 18 ч поддерживается на одном уровне (ИО 11.5—11.2).

Можно предположить, что заражение окуня происходит в результате взаимодействия процесса поступления инвазионного начала в его кишечник и процесса элиминации определенной части гельминтов. Изменение интенсивности питания и различная доля зараженных раков в пищевом комке определяют суточную ритмичность изменения интенсивности заражения окуня бунодерами.

Совместные гидробиологические и паразитологические исследования позволили не только выявить промежуточных хозяев, но и оценить их роль в суточном рационе окуня. Личинок бунодер в полости тела съеденных раков *Neotetrapore appendiculata* находили главным образом в утренние и вечерние часы (табл. 5). Доля зараженных организмов от общего числа раков колебалась от 0.4 до 1.0 %. Особенности поведения и совпадение ритмов активности зоопланктона и рыб (Lind e. a., 1975; Hallegraeff e. a., 1978) обусловливают не только увеличение индекса наполнения желудка рыб, но и приводят к значительному возрастанию процента зараженных раков в рационе. Кроме указанного *N. appendiculata*, это еще 4 вида раков (табл. 5). Общий процент инвазированных организмов составил в 10 ч 1.3 %. Следует также отметить, что выявленные промежуточные хозяева играют различную роль в формировании заражения рыб. Элективность питания обеспечивает участие потенциальных

хозяев в процессе заражения, но особенности биологии и поведения самих раков обусловливают их различную инвазированность. Из 5 видов зоопланктона 4 вида заражены слабо, тогда как из 654 экз. *Ophryoxus gracilis*, съеденных рыбами в 10 ч, 34 были с личинками бунодер. В период с 12 до 18 ч зараженные ракки в пищевых комках отсутствовали. По-видимому, *Sida crystallina* — основной объект питания окуня в дневные часы, не входит в число промежуточных хозяев бунодер.

Суточный рацион мальков окуня (но балансовому равенству) составил 179.4 мг/сут или 21.5 % от средней массы рыб (800—873). Из 179.4 мг раков, съедаемых окунем за сутки, 21.6 % (табл. 2) или 38.75 мг приходится на долю пяти видов промежуточных хозяев. Эту биомассу с учетом процентного соотношения компонентов питания дают 370 раков. Зная суточный рацион и среднюю зараженность промежуточных хозяев (0.37 %), можно определить скорость нарастания зараженности окуня бунодерами. Она составила 1.39 экз. на рыбью в сутки. Если исходить из этих значений, то заражение исследованных окуней с ИО 12.3 могло произойти в течение примерно 9 дней. Полученные данные согласуются с полевыми наблюдениями (Иешко, Голицына, 1984). Однако скорость заражения молоди окуня, видимо, меняется, она несколько выше в начале и ниже в конце периода заражения. Пользуясь имеющимися данными, можно прогнозировать ИО за весь период поступления инвазионных личинок. Приблизительно за 20 дней можно ожидать формирования зараженности с ИО, равным 27.7 экз. на рыбью. Это несколько завышенные данные, так как по ранее проведенным исследованиям ИО в этот период для рыб данного возраста приблизительно 20 экз. на рыбью. С другой стороны, это еще одно свидетельство того, что в момент становления зараженности большую роль играет процесс элиминации трематод (по нашим расчетам, он составляет в среднем 28.8 %).

Полученные данные позволяют дать экологическую характеристику становления паразито-хозяиных отношений на примере взаимодействия популяций *Bunopera luciopercae* и окуня. Синхронизация поведенческих особенностей всех сочленов системы (промежуточных и окончательных хозяев), осуществляемая на основе отношений к факторам среды (свет, температура), создает оптимальные условия для прохождения цикла развития паразита. Однако, как показали наблюдения, регуляция численности гельминтов может осуществляться, не затрагивая интимных механизмов резистентности хозяев. Ограничения в зараженности накладываются суточной динамикой рациона, а также различиями в интенсивности питания рыб в течение суток.

Л и т е р а т у р а

Зимбальская Л. Н. Некоторые черты поведения зоопланктеров в течение суток в зарослях высшей водной растительности. — В кн.: Поведение водных беспозвоночных. Борок, 1972а, с. 52—59.

Зимбальская Л. Н. Распределение фитофильных беспозвоночных и методы их количественного учета. Сообщ. I. — Гидробиол. журн., 1972б, т. 8, вып. 2, с. 49—56. Сообщ. II. — Гидробиол. журн., 1973, т. 9, вып. 6, с. 51—58.

Иешко Е. П., Голицына Н. Б. Анализ пространственной структуры популяции трематоды *Bunopera luciopercae* из окуня *Percus fluviatilis*. — Паразитология, т. 18, вып. 5, 1984, с. 374—382.

Киселев И. А. Методы исследования планктона. — В кн.: Жизнь пресных вод СССР. Т. 4. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1956, с. 183—265.

Коровчинский Н. М. О распределении прибрежных ракообразных в пелагиали озера Глубокого в связи с их поведением. — В кн.: Тез. докл. III Всес. симпоз. по поведению водных беспозвоночных. Борок, 1978, с. 2—22.

Коровчинский Н. М. Сезонная динамика и пространственное распределение ракообразных в прибрежье озера Глубокого. — В кн.: Экология сообществ озера Глубокого. М., Наука, 1978, с. 29—42.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М., Наука, 1974. 253 с.

Подбогатова Т. И. Суточный ритм питания и рационы пеляди и ряпушки. — В кн.: Лососевые (Salmonidae) Карелии. — Петрозаводск, 1976, с. 104—117.

Попченко В. И., Попченко И. И., Ломакина Л. В. Суточные миграции населения фитоценоза рогоза узколистного в Саратовском водохранилище. — Гидробиол. журн., 1983, т. 19, вып. 6, с. 14—19.

H a l l e g r a e f f G. H., M o u s I. J., V e e g e r R., F l i k B. J. G., R i n g e l-
f e r g J. A comparative study on the carotenoid pigmentation of the zooplankton of
Lake Maarguveen (Netherlands) and of Lake Pavian (Auvergne, France). II. Diurnal vari-
ations in carotenoid content. — Comp. Biochem. a. Physiol., 1978, vol. 60, N 4, p. 59—
62.

L i n d E. A., E l l o n e n T., K e r ä n e n M., K u k k o O., T e n t u n e n A. Ahvenen
pyydyste Havyyden vuorokauden ajat talvella ja Kesällä. — Kalamies, 1975, N 3, p. 3.
W i s n i e w s k i W. L. The development cycle of *Bunodera luciopercae* (O. F. Müller). —
Acta parasitol. pol., 1958, vol. 6, p. 289—307.

Институт биологии
Карельского филиала АН СССР
Петрозаводск

Поступила 17.05.1985

DIURNAL RATION OF JUVENILE PERCH
(*PERCA FLUVIATILIS*)
FEEDING AND ITS ROLE IN THE FORMATION
OF INFECTION BY THE TREMATODE
BUNODERA LUCIOPERCAE (TREMATODA, ALLOCREADIIDAE)

L. G. Bushman, E. P. Iyeshko

S U M M A R Y

The list of intermediate hosts of *Bunodera luciopercae* is given. In Lake Syamozero they are represented by crustaceans *Heterocope*, *Ophryoxus*. Data on their role in the ration of juvenile perch are given. Diurnal dynamics of the ratio between infected and noninfected plankton in feeding and the process of the formation of fish infection have been studied.